天牛成虫信息素及嗅觉感受机制研究进展

江望锦[1]，嵇保中[1*]，刘曙雯[2]，宋　杰[2]
(1. 南京林业大学森林资源与环境学院，南京　210037；2. 中山陵园管理局，南京　210014)

摘要：评述了天牛成虫信息素及嗅觉感受机制的研究进展。天牛雌、雄成虫均可释放性信息素，迄今已对 31 种天牛的性信息素进行了研究，其中完成组分鉴定的有 13 种。天牛性信息素包括长距离、短距离和接触性信息素 3 种类型。天牛性信息素存在变异现象，同种天牛分布在不同地区，其性信息素组分之间存在差异。触角是天牛感受性信息素的主要器官，也是判别成虫通讯方式的形态指标，性信息素发达的种类其触角常具显著的性二型现象。天牛利用寄主信息素(如萜烯类、醇类和酯类)寻找寄主。性信息素和寄主信息素在林间复合使用可提高诱捕率。天牛信息素还包括异种信息素、忌避信息素和产卵干扰素，能够提高天牛寄主定位效率。天牛触角嗅觉感受的神经细胞(RNs)有 3 类，气味信息经神经细胞群传输至中枢神经系统，神经信号按标记路线或交叉纤维样式输导。天牛气味结合蛋白(OBP)方面的研究尚未见报道。
关键词：天牛成虫；化学信息素；性信息素；嗅觉感受机制
中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2005)03-0427-10

Advances in the studies on semiochemicals and olfactory receptor mechanism in adults of cerambycid beetles

JIANG Wang-Jin[1], JI Bao-Zhong[1*], LIU Shu-Wen[2], SONG Jie[2] (1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Management Office of Sun Yatsen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: Advances in the studies on semiochemicals and olfactory recepting mechanism in adults of cerambycid beetle were reviewed. The sex pheromones produced by the female or male are classified into 3 types, namely, short-range, long-range and contact sex pheromones. Up to now, sex pheromones of about 31 species of cerambycid beetles have been studied. Among them, components of sex pheromones of 13 species have been identified. The variation of sex pheromone exists in the same species, e.g., the proportions of components of sex pheromone produced by the longhorned beetles of the same species from different places are different. Antennae are the main perceptive organs to receive sex pheromones and can also be used as the morphological indicator for differentiating communication ways in adults. Obvious sexual dimorphism is accompanied by the strong sex pheromones. Longhorned beetles use host pheromones (such as terpenoids, alcoholates and aromatics) to find and select host. Trap catches in field will be increased by a combination of sex and host pheromones. Other sorts of pheromones (such as heterospecific pheromones, repellent pheromones and oviposition-deterring pheromones) can raise the efficiency of cerambycid host-selecting. RNs of cerambycid olfactory sensilla located on the antennae can be classified as 3 types. The odour information is passed to the CNS by neurone populations. The information is conveyed to the brain by labeled line or across-fiber patter. There is no report on the studies of cerambycid OBP.
Key words: Cerambycid beetles; semiochemicals; sex pheromones; olfactory receptor mechanism

天牛种类多、分布广，全世界已知约 4 000 属、35 000种以上，我国已记载约 2 700 种，估计将超过 3 000种(嵇保中等，2002)。许多种类的成虫喜在衰弱木或新伐木上产卵，幼虫蛀食边材或心材；也有少数种类能危害长势旺盛的活立木，通过蛀食或传播病原物，对林木造成很大危害(Ginzel *et al*.,

基金项目：中国科学院知识创新工程项目(KSCX1-SW-13-02-01)；南京市建委项目(200126)
作者简介：江望锦，男，1979 年生，江西永新人，硕士研究生
* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.：025-85427428；E-mail：jbz9999@sina.com
收稿日期 Received：2004-12-06；接受日期 Accepted：2005-04-12

2003a)。天牛幼虫具有隐蔽活动、分散危害的特点,使幼期防治很难打破逐株施药的局限。针对天牛成虫裸露活动、补充营养等习性,探索种群层面上的治理措施,受到人们的关注。其中,基于天牛化学生态学及其行为特性的防治技术的研究,已成为探索天牛防治新途径的重要方面。目前,天牛化学生态学研究包括种内和种间信息素两方面,前者主要是对性信息素的研究,后者主要探讨天牛成虫与寄主(补充营养与产卵寄主)之间的信息联系。关于天牛相关研究的综述,Linsley (1959)曾发表"天牛的生态学";Hanks(1999)发表了"幼虫寄主植物对天牛生殖策略的影响";嵇保中等(2002)发表了"天牛成虫行为的研究现状与展望";Allison 等(2004)评述了天牛化学生态学研究的进展。本文结合相关领域进展特点和国内天牛虫害防治工作实际,就天牛成虫信息素研究进展和感受机制等内容作一综述。

1 天牛性信息素

1.1 已知释放性信息素的天牛种类

早在 1832 年人们就发现了昆虫雌、雄之间存在性引诱现象。20 世纪 60 年代以来,昆虫性信息素理论及应用技术均取得很大进展,许多人工合成信息化合物在害虫防治中得到应用。但这些研究的对象主要是鳞翅目昆虫,鞘翅目昆虫性信息素研究较少开展。1982 年以前,共有 9 科 21 种鞘翅目昆虫性信息素的化学结构得到鉴定。天牛性信息素研究开始于 20 世纪 70 年代,已有研究表明,天牛雌、雄成虫均可释放性信息素。雄虫释放性信息素的种类有柳杉纹虎天牛 *Anaglyptus subfasciatus* (Nakamuta *et al*., 1994)、桑脊虎天牛 *Xylotrechus chinensis* 和咖啡灭字脊虎天牛 *Xylotrechus quadripes* (Iwabuchi *et al*., 1987)等。雌虫释放性信息素的种类有胸斑星天牛 *Anoplophora malasiaca* (Fukaya., 2003)、*Migdolus fryanus* (Leal *et al*., 1994)、光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* (Zhang *et al*., 2003)、构筒天牛 *Oberea fuscipennis rufotestasea* (程惊秋和汤卫,1990)、奢锦天牛 *Acalolepta luxuriosa*、粗鞘双条杉天牛 *Semanotus sinoauster* (温硕洋, 1991)、*Neoclytus mucronatus mucronatus*、厚垫黄带蜂天牛 *Megacyllene caryae*、刺槐黄带星天牛 *Megacyllene robiniae*、北美断条黑天牛 *Plectrodera scalator* (Ginzel and Hanks., 2003)、柳杉天牛 *Semanotus japonicus* (Kim *et al*., 1993)、黄星桑天牛 *Psacothea hilaris* (Fukaya *et al*., 1996)、桔褐天牛 *Nadezhdiella cantori* (Wang *et al*., 2002)、星天牛 *Anoplophora chinensis* (Wang *et al*., 1998)、云杉小黑天牛 *Monochamus sutor*、云杉大黑天牛 *Monochamus urussovi* 和粗虎天牛 *Xylotrechus colonus* (Ginzel *et al*., 2003a)、苧麻天牛 *Paraglenea fortunei* (Wang *et al*., 1991)等。雌、雄都可释放性信息素的种类有葡萄虎天牛 *Xylotrechus pyrrhoderus* (Sakai *et al*., 1984)和家天牛 *Hylotrupes bajulus* (Fettkothher *et al*., 1995; Doppelreiter, 1979) 2 种。

1.2 性信息素的类型

从性信息素作用范围的角度,天牛性信息素可分为长距离性信息素(long range sex pheromone)、短距离性信息素(short range sex pheromone)和接触性信息素(contact sex pheromone)。成虫一般不补充营养、扩散能力弱、有的甚至丧失飞行能力(一般为雌虫)的种类,常具有长距离性信息素,如 *Vesperus xatarti* (Boyer *et al*., 1997)、*Pyrrhidium sanguineum* (Schroeder *et al*., 1994)、*M*. *fryanus*、家天牛、红头瓶胸天牛 *Styloxus bicolor*、葫锯天牛 *Prionoplus reticularis*、葡萄虎天牛、桑脊虎天牛、咖啡灭字脊虎天牛(嵇保中等, 2002)。而阔颈锯天牛 *Prionus laticollis*、叠角锯天牛 *Prionus imbricornis*、锹土天牛 *Dorysthenes forficatus*、苹土天牛 *Dorysthenes hugeli*、欧洲绞天牛 *Ergates faber*、革质锯天牛 *Prionus coriarius* 等很可能也属于这种类型(嵇保中等, 2002)。

另一些天牛的性信息素作用距离较短或只具备接触性信息素,即两性成虫依赖于虫体触觉感受而识别。Heintz (1925)在研究访花类天牛时发现,嗅觉反应在择偶中不起主导作用。随后的研究表明,这种现象在其他天牛中也较为普遍。接触性信息素由雌成虫释放,此类天牛成虫行为模式大致可以分为两类,一类是雄虫发现雌虫后,用触角接触雌虫体壁加以判别,进而产生曲腹等交配行为。这类信息物质存在于雌虫体壁,一般为烃类物质(Fukaya, 2003)。据报道雄虫通过接触雌虫体壁择偶的种类有粗鞘双条杉天牛(温硕洋, 1991)、*Neoclytus mucronatus mucronatus*、厚垫黄带蜂天牛、刺槐黄带星天牛、北美断条黑天牛(Ginzel and Hanks, 2003)、奢锦天牛(Akutsu and Kuboki, 1983)、柳杉天牛(Kim *et al*., 1993)、胸斑星天牛(Fukaya, 2003; Fukaya *et al*., 1999)、光肩星天牛(李德家等, 1999; Zhang *et al*., 2003)、黄星桑天牛(Fukaya *et al*., 1996)。另一类是雄虫沿雌虫爬行时留下的痕迹寻找雌虫,已报道的种类有桔褐天牛(Wang *et al*., 2002)、星天牛

(Wang，1998)、云杉小黑天牛、云杉大黑天牛和粗虎天牛(Ginzel *et al*.，2003a)等。葡萄虎天牛和家天牛的情况颇为特殊，葡萄虎天牛雄虫释放的是远距离挥发性信息素，雌虫则产生接触性信息素(Sakai *et al*.，1984)；家天牛雄虫释放远距离挥发性信息素，而雌虫则释放短距离挥发性信息素(Fettkothher *et al*.，1995；Doppelreiter，1979)。Fauziah 等(1987)报道松墨天牛 *Monochamus alternatus* 雄虫能产生长距离性信息素，Kim 等(1992)也证实了这种信息素的存在。但野外的观察显示，松墨天牛雌、雄成虫通过寄主林木引诱聚集后，存在雄虫触角接触雌虫来完成择偶的行为(Hanks，1999)，暗示触觉感受在择偶过程中有较重要作用。具有上述接触性信息素的天牛，寄主植物引诱可能是雌、雄个体实现长距离聚集的重要因素，雌、雄成虫在寄主植物上相遇，进而启动后续生殖行为。

表 1　已报道的天牛性信息素主要成分

Table 1　The sex pheromone components reported of cerambycid beetles

天牛种类 Cerambycid species	化学成分 Compounds	作用范围 Range affected	文献 References
葡萄虎天牛 *X. pyrrhoderus*	(2s、3s)-辛二酸 (2s,3s)-octanediol		
	(2s)-羟-3-辛酮 (2s)-hydroxy-3-octanone		
	比例为 80:20 ~ 95:5 Ratio：80:20 ~ 95:5	长距离 Long range	Sakai *et al*.，1984
家天牛 *H. bajulus*	(3R)-羟-2-己酮 (3R)-hydroxy-2-hexanone	长距离 Long range	Fettkothher *et al*.，1995
P. sanguineum	(3R)-3-羟-2-己酮 (3R)-3-hydroxy-2-hexanone	长距离 Long range	Schroeder *et al*.，1994
	(2R,3R)-2,3-己二醇 (2R,3R)-2,3-hexanediol		
	(2S,3R)-2,3-己二醇 (2S,3R)-2,3-hexanediol		
柳杉纹虎天牛 *A. subfasciatus*	3-羟-2-己酮 3-hydroxy-2-hexanone	长距离 Long range	Leal *et al*.，1995
	3-羟-2-辛酮 3-hydroxy-2-octanone		
	比例为 7:1 或 125:1 Ratio：7:1 or 125:1		
桑脊虎天牛 *X. chinensis*	2,3-辛二醇 2,3-octanediol	长距离 Long range	Iwabuchi *et al*，1987
	2-羟-3-辛酮 2-hydroxy-3-octanone		
	3-羟-2-辛酮 3-hydroxy-2-octanone		
咖啡灭字脊虎天牛 *X. quadripes*	2-羟-3-癸酮 2-hdroxy-3-decanone	长距离 Long range	Jayarama *et al*.，1997
	3-羟-2-癸酮 3-hydroxy-2-decanone		
V. xatari	10-羧基异胡椒烯酮 10-oxoisopiperitenone	长距离 Long range	Boyer *et al*.，1997
	10-羟基异胡椒烯酮 10-hydroxyisopiperitenone		
M. fryanus	N-(2S)-甲基丁酰基-甲基丁胺((S)-对映体)	长距离 Long range	Leal *et al*.，1994
	N-(2S)-methylbutanoy1-2-methylbuty1-amine		
胸斑星天牛 *A. malasiaca*	10-二十七碳酮 10-heptacosanone		
	(*Z*)-18-二十七碳烯-10-酮 (*Z*)-18-heptacosen-10-one		
	(18*Z*,21*Z*)-二十七烷-18,21-二亚乙基三胺-10-酮		
	(18*Z*,21*Z*)-heptacosa-18,21-dien-10-one		
	(18*Z*,21*Z*,24*Z*)-二十七烷-18,21,24-三亚乙基四胺-10-酮		Fukaya *et al*.，1999，
	(18*Z*,21*Z*,24*Z*)-heptacosa-18,21,24-trien-10-one	接触性 Contact	Fukaya.，2003
黄星桑天牛 *P. hilaris*	(*Z*)-21-甲基-8-三十五碳烯 (*Z*)-21-methy1-8-pentatriacontene	接触性 Contact	Fukaya *et al*.，1996
	(*Z*)-9-二十三碳烯 (*Z*)-9-tricosene		
光肩星天牛 *A. glabripennis*	(*Z*)-9-二十五碳烯 (*Z*)-9-pentacosene		
	(*Z*)-7-二十五碳烯 (*Z*)-7-pentacosene		
	(*Z*)-9-二十七碳烯 (*Z*)-9-heptacosene		
	(*Z*)-7-二十七碳烯 (*Z*)-7-heptacosene		
	比例为 1:2:2:8:1 Ratio：1:2:2:8:1	接触性 Contact	Zhang *et al*.，2003
粗虎天牛 *X. colonus*	n-二十五烷 n-pentacosane		
	9-甲基二十五烷 9-methylpentacosane		
	3-甲基二十五烷 3-methylpentacosane	接触性 Contact	Ginzel *et al*.，2003a
刺槐黄带星天牛 *M. robiniae*	(*Z*)-9-二十五碳烯 (*Z*)-9-Pentacosene	接触性 Contact	Ginzel *et al*.，2003b

1.3 性信息素的化学成分

首次分离鉴定的天牛性信息素是葡萄虎天牛雄虫释放的性信息素，此工作由日本学者 Sakai 等(1984)报道。目前，已有 13 种天牛的性信息素组分得到鉴定(表 1)，如葡萄虎天牛的性信息素组分为(2s，3s)-辛二酸和(2s)-羟-3-辛酮(Sakai *et al*.，1984)，这也是人们发现的第一例天牛雄性性信息素。对家天牛的研究发现，雄性性信息素的释放部位位于前胸(Noldt *et al*.，1995)。天牛雌虫释放的性信息素最初是由 Leal 等(1994)报道，研究的天牛是 *M*. *fryanus*，性信息素成分主要为 N-(2S)-甲基丁酰基-2-甲基丁胺;据此成分人工合成的引诱剂有很强的引诱效果，已商品化。Fukaya 等(1996)首次报道黄星桑天牛雌虫接触性信息素，其化学成分为(*Z*)-21-甲基-8-三十五碳烯，此信息素能使雄虫产生曲腹行为，却不能使其对雌虫产生追逐行为;进一步研究发现，产生追逐行为可能还需要另一种信息素参与(Fukaya and Honda，1995)。Zhang 等(2002)对光肩星天牛的研究表明，雄虫特异性挥发物质 4-庚基氧化丁醛和 4-庚基氧化丁-1 醇，在气相色谱-触角电位联用仪(GC-EAG)分析测试中，雌、雄成虫对该挥发物均反应强烈。上述两种成分等量混合进行生测，雌、雄成虫均产生兴奋反应，并刺激其飞行和行走。嗅觉仪测试也显示混合物对雌、雄虫有较强的引诱作用，但在野外的诱捕试验中却未能诱捕到任何性别的成虫。据 Zhang 等(2003)报道，光肩星天牛具接触性信息素，成分为(*Z*)-9-二十三碳烯、(*Z*)-9-二十五碳烯、(*Z*)-7-二十五碳烯、(*Z*)-9-二十七碳烯和(*Z*)-7-二十七碳烯的混合物。天牛短距离或接触性信息素一般由雌虫释放，化学结构是具甲基的分支表皮烃;而长距离性信息素一般由雄虫释放，主要化学成分由 6 ~ 10 个碳原子的酮或醇类物质组成(Allison *et al*.，2004)。

1.4 性信息素的变异

性信息素的变异现象在鳞翅目昆虫中已有较多报道，如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*、墨西哥卷蛾 *Amorbia cuneana* 和小地老虎 *Agrotis ypsilon* 等昆虫的性信息素都存在变异现象。变异类型包括组分结构、比例和滴度等，变异机制涉及物种地理隔离、寄主差异、发育因子及遗传根源等(黄勇平等，1998)。天牛科昆虫性信息素也发现有变异现象，如柳杉纹虎天牛在日本岩手县的种群，其性信息素组分 3-羟-2-己酮和 3-羟-2-辛酮的比例为 7∶1，而在神奈川县，其比例却为 125∶1(Nakamuta *et al*.，1997)。

1.5 性信息素的感受器官

触角是昆虫感受性信息素的主要器官。性信息素发达的种类，其触角常具显著的性二型现象，即接受者触角较释放者发达(嵇保中等，2002)。天牛成虫触角存在程度不同的性别分化，如性信息素作用强的锯天牛亚科种类，触角具有明显的性二型现象。这些天牛性信息素作用范围大，接受者的触角一般较短阔，增强了感受能力。但红头瓶胸天牛例外，其触角为长丝状。其他亚科天牛两性间触角结构差异较小，一般呈丝状，性信息素的作用距离较短或为接触性信息素。Blatchley(Hanks，1999)认为较长的触角对行走在狭小枝条上的天牛能起到平衡虫体的作用，就象钢丝绳上行走的运动员用木杆平衡身体一样。此类天牛触角的性二型主要表现在长度方面，即雄虫触角明显长于雌虫，据认为与雄虫依靠触角来接触、定位和识别雌性天牛的习性有关，较长的雄虫触角可以提高择偶效率。

2 寄主信息素

寄主释放的信息化学物质(寄主信息素)直接决定成虫对补充营养和产卵寄主的选择，由于天牛幼虫一般不能在寄主间转移(只有少数食根类幼虫如锯天牛亚科雉天牛属种类能在短距离内移动)(Hanks，1999)，产卵寄主选择对子代存活及发育至关重要。寄主信息素也称他感物质，一般是多组分系统，组分及其比例的变化是构成特定化学信息联系的基础，也称为化学指纹图谱(chemical fingerprint)(Barata *et al*.，2002)。

2.1 寄主信息素种类

萜烯类和醇类物质是树木挥发物的常见成分，也是天牛寻找寄主的主要信息物质。如 Fettkother 等(2000)报道用正己烷抽提寄主苏格兰松 *Pinus sylvestris*，抽提物不同组分中，α-蒎烯对家天牛引诱活性最强，松油烯-4-醇是导致雄虫对气味源定向的唯一引诱活性物质，乙醇对雌、雄虫都没有引诱活性。在高剂量浓度下，家天牛对桃金娘烯醇有驱避性，但在低浓度下却有引诱活力。Higgs 和 Evans(1978)曾报道异丙基苯甲-8-醇是家天牛雌虫产卵的引诱物质。α-蒎烯、β-蒎烯和 β-水芹烯对松墨天牛均有引诱活性，其中 α-蒎烯活性最强(Kobayashi *et al*.，1984)。Sakai 和 Yamasaki(1990)从健康松树上分离

出(+)-刺柏醇和(+)-海松醛，按一定比例混合后对雌虫表现一定的引诱活性。此后又报道(+)-顺式-3-蒎烯-2-醇对松墨天牛雄虫具有较强的引诱活性，但在健康木上却没有分离到这种物质（Sakai and Yamasaki，1991）。富含萜烯类成分的精油对卡罗林黑天牛 *Monochamus carolinensis* 和南美松墨天牛 *Monochamus titillator* 具有较强的引诱活性（Phillips *et al*.，1988）。蓝桉挥发物主要成分含有 3-甲基-1-丁醇、(*Z*)-3-己烯-1-醇、α-蒎烯、β-蒎烯、苎烯和愈创烯等，GC-EAG 检测表明上述物质对双斑弗天牛 *Phoracantha semipunctata* 有生理活性（Barata *et al*.，2000）。暗梗天牛 *Arhopalus tristis* 对 α-松油烯醇产生强烈的触角电位（EAG）反应（Suckling *et al*.，2001）。咖啡灭字脊虎天牛危害咖啡，用乙醇和甲醇 3∶1 混合作诱芯，获得较高的田间诱捕率（张洪波等，1999）。

衰弱木往往都会产生乙醇，乙醇可直接对某些天牛特别是腐食性种类产生引诱活性。将乙醇和萜烯类混合使用，可以提高引诱效果，乙醇有增效作用（Phillips *et al*.，1988；Fettkother *et al*.，2000）。乙醇与单萜烯混用，在林间对松墨天牛的引诱力远高于单独使用单萜烯的效果（Kobayashi *et al*.，1984），对南美松墨天牛等的研究也有类似报道（Phillips *et al*.，1988）。寄主为干材或健康木的天牛，是否加入乙醇对引诱效果影响不大，如家天牛、卡罗林墨天牛等（Phillips *et al*.，1988；Fettkother *et al*.，2000）。乙醇对天牛成虫引诱的增效机理尚不明确，Allison 等（2001）认为乙醇类似于衰弱寄主的气味，使天牛产生错觉，从而导致其对引诱源的趋近。也有认为乙醇对不同天牛成虫引诱增效活性的差异，是导致寄主分化的因子，有利于天牛在时间和空间维度上充分利用寄主资源（Phillips *et al*.，1988）。

芳香族化合物对访花天牛（花天牛亚科）具有较强的引诱活性。这类物质包括苯甲基醋酸酯、甲基苯甲酸酯、甲基苯甲酯、丁子香酚和芳樟醇等（Fettkother *et al*.，2000）。有报道樟脑和苯甲基醋酸酯对柳杉纹虎天牛有较强的引诱活性。嗅觉仪测定表明，苯甲基醋酸酯、芳樟醇、苯基丁酸和香茅醇对一种刺虎天牛 *Demonax transilis* 显示出较高的引诱活性（Ikeda *et al*.，1993）。而芳香族化合物和醇类可能是引诱星天牛取食苦楝树的活性成分（黄金水等，2001）。

2.2　信息素复合增效作用

寄主信息素与性信息素组合使用，可以获得高于各自单独使用的引诱效果。Landolt 和 Heath（1990）曾报道粉纹夜蛾在寄主气味存在时，可显著提高雄性信息素对雌蛾的引诱力。天牛也有类似报道，如用寄主信息素、性信息素以及两者混用，比较其对柳杉纹虎天牛林间引诱效果，性信息素（3-羟-2-己酮和 3-羟-2-辛酮）引诱效果最低；寄主信息素（甲基苯甲酸酯）次之，引诱效果是性信息素的 1.9 倍；寄主信息素与性信息素混合使用引诱效果最好，是单独使用寄主信息素的 2.3 倍以上（Nakamuta *et al*.，1997）。这种结果是寄主信息素和性信息素的协同作用，还是寄主信息素的存在刺激了性信息素的释放，从而加强了性信息素的引诱效果，目前还不清楚。

3　其他信息素

3.1　种信息素

有些天牛能利用异种信息素（heterospecific pheromones）作为利它素进行寄主定位。已报道的种类主要属于墨天牛属，生态位与小蠹虫重叠，其幼虫能捕食小蠹虫的幼虫，小蠹虫释放的聚集或抗聚集信息素成为天牛寻找合适寄主的线索。Allison（2001）报道有 9 种小蠹虫信息素对粗点墨天牛 *Monochamus clamator*、白点墨天牛 *Monochamus scutellatus* 和钝角墨天牛 *Monochamus obtusus* 的 GC-EAG 测试，雌、雄虫都具电生理活性。9 种小蠹虫信息素分别为：1,5-二甲基-6,8-二氧杂二环[3.2.1]辛烷（frontalin）、(-)-2-甲基-6-亚甲基-7-辛烯醇-4-醇（ipsenol）、(+)-2-甲基-6-亚甲基-2,7-辛二烯醇-4-醇（ipsdienol）、三甲基-2-环己烯-1-酮（MCH）、顺/反马鞭烯醇（cis/trans-verbenol）、顺/反 7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂二环[3.2.1]辛烷（exo/endo- brevicomin）和马鞭烯酮（verbenone）。在林间试验中，单独使用小蠹虫信息素 1,5-二甲基-6,8-二氧杂二环[3.2.1]辛烷、(+)-2-甲基-6-亚甲基-2,7-辛二烯醇-4-醇、(-)-2-甲基-6-亚甲基-7-辛烯醇-4-醇和三甲基-2-环己烯-1-酮作诱芯，对白点墨天牛和粗点墨天牛有较好的引诱效果。将小蠹虫的信息素（frontalin，ipsenol，ipsdienol，MCH）与寄主信息素（乙醇加 α-蒎烯）混用，也能提高粗点墨天牛、白点墨天牛、钝角墨天牛和大墨天牛 *Monochamus notatus* 的诱捕率（Allison *et al*.，2001）。Allison 等（2003）测试了 9 种小蠹虫信息素中的单个成分的引诱效果，只有 ipsenol、ipsdienol 或两者与寄主信息素混合配制的诱芯，才可提高寄主信

息素的诱捕率，其中 ipsenol 的引诱效果比 ipsdienol 好，将 ipsenol、乙醇、α-蒎烯混合作诱芯，其林间诱捕率达到单独使用乙醇、α-蒎烯的 2 倍；9 种小蠹虫信息素中，ipsenol、ipsdienol 为次期性齿小蠹属（*Ips*）的聚集信息素，其他 7 种均为先锋种大小蠹属（*Dendroctonus*）的信息素；*Ips* 属小蠹为害衰弱或已被小蠹先锋种定殖的树木，Allison 认为这种小蠹虫信息素可能在空间和时间上存在更持久（Allison *et al*.，2003）。

3.2 非寄主挥发物

非寄主挥发物能阻隔天牛对利它素的反应，conophthorin 是被子植物枝条挥发性物质，此挥发物能隔断某些针叶树天牛对小蠹虫信息素 ipsenol 和 ipdienol 的反应。白点墨天牛和粗点墨天牛对 conophthorin 有强烈的 GC-EAG 反应，将 conophthorin 与乙醇、α-蒎烯、ipsenol 和 ipdienol 混用，诱捕到的白点墨天牛和粗点墨天牛数量，远少于不加 conophthorin 的处理组；长跗脊虎天牛 *Xylotrechus longitarsis* 为害针叶树，对小蠹虫信息素无趋性反应，conophthorin 加入对其在林间的诱捕率无影响（Morewood *et al*.，2003）。暗梗天牛危害火灾过后的松树，用绿叶气味（*E*）-2-己烯-1 醇和（*E*）-2-己烯醛与矿物油以 1∶1∶2 比例混合，处理焦木，在林间的诱捕率仅为未处理焦木的 20%，产卵率减少了 98.5%。生测实验还表明（*Z*）-3-己烯-1-醇对暗梗天牛雌、雄虫都具较强的触角电位活性（Suckling *et al*.，2001）。对小蠹虫的研究也有类似报道，如绿叶气味六碳醇和乙醛能阻隔至少 11 种小蠹虫对聚集信息素的趋性（Morewood *et al*.，2003）。Huber 等（1999）认为这些昆虫对非寄主挥发物的忌避，提高了寻找寄主的效率，减少了暴露在逆境（如天敌、环境压力）的时间。

3.3 屏蔽因子

寄主植物的生理状况可以影响天牛成虫的行为，气味组分比例的变化是导致天牛产生判别反应的因素。不适（unsuitable）寄主挥发物中的某些组分对天牛成虫亦有屏蔽作用，这些组分称为屏蔽因子。如从健康赤松分离的氧化萜烯类物质对松墨天牛有很强的引诱活性，但健康赤松对松墨天牛却没有引诱力，研究发现树内一种（-）-大根香叶烯（（－）-germacrene）D 物质是屏蔽这种引诱活力的关键因子。在嗅觉试验中，加入（－）-大根香叶烯 D 能中止雌虫对（＋）-刺柏醇和（＋）-海松醛的趋性反应（Yamasaki *et al*.，1997）。

3.4 产卵干扰信息素

天牛雌虫产卵时能识别和避开有卵刻槽，此行为受产卵干扰信息素（oviposition deterring pheromones，ODPs）调节，这类信息素也称为寄主标记信息素（host marking pheromones，HMPs），在鞘翅目、鳞翅目和双翅目昆虫中都有报道。天牛产卵后，会分泌一种胶性物于刻槽底部，并在离开之前用腹端涂抹刻槽。将松墨天牛雌虫生殖器官的甲醇抽提物加入人工刻槽内，测定雌成虫的反应，70% 雌虫在感觉后选择离开；当人工刻槽内只加入甲醇时，所有测试的雌虫都开始咬刻槽，并有 73% 的个体开始产卵，表明松墨天牛产卵干扰信息素是由生殖器官产生，其中受精囊腺可能是信息素的分泌部位（Anbutsu and Togashi，2001）。对云杉花墨天牛 *Monochamus saltuarius* 的研究也有类似报道（Anbutsu and Togashi，1997）。

3.5 其他

某些小蠹虫在取食寄主植物后能产生聚集信息素引诱次期性小蠹虫继续为害。对家天牛的研究也有类似报道，其低浓度的幼虫的粪便挥发物马鞭烯醇对雌成虫具有明显的引诱作用，但对雄虫无引诱活性（Fettkother *et al*.，2000）。已鉴定出黑腹尼虎天牛 *Neoclytus acuminatus acuminatus* 的聚集信息素，该信息素由雄虫释放，主要成分是（2S，3S）-己二醇，田间诱捕和室外 Y-型嗅觉仪试验对雌、雄虫都表现出较强的引诱活力（Lacey *et al*.，2004）。

4 嗅觉感受机制

4.1 嗅觉编码

气味分子作用于触角嗅觉感受神经细胞（receptor neurons，RNs），产生神经冲动，通过感受细胞的轴突传递到触角神经叶，在神经纤维球内将神经信号会聚整合，这一过程称为神经编码（张瑛和魏传秀，1998；程家安和唐振平，2001）。昆虫对寄主植物气味的嗅觉感受，其 RNs 一般属于广谱型。即某一神经细胞可以感受不同挥发组分。而感受性信息素的 RNs 为专一型，成为种间生殖隔离的屏障。Barata 等（2002）用气相色谱-单细胞记录（GC-SCR）技术，研究双斑弗天牛神经末梢的嗅觉编码机制，结果与上述情况有所不同。发现该天牛 RNs 对植物气味的感受谱比较窄，虽然大多数 RNs 对寄主或非寄主植物气味都有反应，但一种 RNs 仅能感受某些结构相关的气味。天牛成虫与寄主植物之间的

信息联系存在化学指纹图谱机制。Barata 认为对高浓度的寄主或非寄主植物气味，RNs 均能产生反应，但只有少数 RNs 对特定组分产生特异性反应，产生判别行为。类似结果在松根颈象 *Hylobius abietis*、家蚕 *Bombyx mori* 和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 等昆虫的研究中也有报道（Wibe *et al*.，1997 ；Barata *et al*.，2002）。

根据功能不同，Barata 将天牛的 RNs 分为三类：A. 专一型，只感受某一特定的化合物；B. 只对两种组分产生反应；C. 可对三种或三种以上组分产生反应。双斑弗天牛 41 个 RNs 中，17 个属于第一种类型，15 个属于第二种类型，有 9 个 RNs 属于第三种类型。对单萜、倍半萜和非萜烯类物质反应谱，在三类 RNs 之间无重叠，说明这些气味信息经单独的神经细胞群传输至中枢神经系统（CNS），神经信号按标记路线（labled line）传输。而在每类 RNs 内出现了一些重叠谱，这些谱中最有效的仅 1～2 种成分。例如，RNs（类型为 C2）能对 α-蒎烯、β-蒎烯和 1，8-桉叶油素产生反应，但反应最强的是 α-蒎烯。这种类型的神经信号按交叉纤维样式（across-fiber patter）传输。在脊椎动物和昆虫中，一个 RNs 只拥有一种还是几种膜受体（membrane receptors）还不明确。双斑弗天牛似乎一种 RN 中只拥有一种受体蛋白，这能解释 RNs 对一种成分的特异性感受，但却不能很好地解释 RNs 对一些结构相关组分产生反应的现象（Barata *et al*.，2002）。

4.2　气味结合蛋白

气味分子进入化学感受器后，必须穿过感受器壁到达神经鞘之间的淋巴液，进而到达神经细胞树突膜，才能进行神经编码。由于许多气味化合物具有较强疏水性，自身不能穿过水性液，需借助于载体蛋白，这种载体蛋白被称为气味结合蛋白（odorant binding protein，OBP）。OBP 存在于嗅觉感受器淋巴液内，包括普通气味结合蛋白（general odorant binding protein，GOBP）和性信息素结合蛋白（pheromone binding protein，PBP）。水溶性环境中的嗅觉感受神经细胞周围存在高浓度的 OBP，一般认为主要具三种功能：（1）运载功能；（2）增加气味分子的水溶性；（3）与酯酶、水解酶共同作用，及时除去已引起神经兴奋后的结合气味和一些有毒气味剂，提高 RNs 敏感性，同时保护 RNs 免受有毒气味的伤害（Park *et al*.，2000）。自 Vogt 和 Riddiford（1981）鉴定出第一个昆虫 OBP 以来，至目前为止已有很多种昆虫 OBP 得以分离鉴定，涉及蛾类、白蚁、果蝇、蚊等类群（Vogt and Riddiford，1981；Park *et al*.，2000；Ishida *et al*.，2002；Richard *et al*.，2002），以天牛为对象的相关研究，尚未见有报道。

5　结语

天牛性信息素作用距离和效应不及鳞翅目昆虫显著，对于成虫不补充营养、具备长距离性信息素的种类，性信息素释放时间集中，引诱效果可能显著，有可能首先获得较大进展。在研究中不能区分的天牛亚种和地理种群，利用性信息素的比较进行鉴定也是可行的。寄主信息素可能含有产卵引诱和取食引诱信息素等细致分化，利用产卵引诱信息素引诱天牛是目前普遍使用的一种防治方法，其引诱对象主要为处于生殖阶段的成虫。取食引诱是昆虫诱捕的常用方法，天牛成虫取食引诱信息素方面的研究还比较薄弱，由于我国主要成灾天牛种类基本都具有补充营养习性，开展取食引诱方面的研究可能具有较为重要的意义。信息素复合使用技术是提高林间引诱效果的重要途径。Nakamuta 等（1997）单独使用寄主信息素做诱芯引诱柳杉纹虎天牛，天牛只是在诱捕器周围爬行，加入性信息素后不但可诱捕到天牛，且提高了诱芯的引诱力。据报道，将引诱剂和天牛病原微生物复合使用，也能提高防治效果。天牛其他类型信息素的研究基本还处于起始阶段。Katsoyannos 和 Boller（1976，1980）在寄主上喷洒产卵干扰素，成功防止了欧洲樱桃实蝇 *Rhagoletis cerasi* 的产卵入侵。使用非寄主挥发物、屏蔽因子或产卵干扰信息素防止天牛入侵还未见有报道。信息素与天牛成虫行为之间的复杂关系及其机制远未查明，涉及信息素成分、比例等内容的化学指纹图谱以及成虫分子水平上的识别感受机制两个方面。嗅觉感受机制已取得一定进展，而信息素化学指纹图谱有待进一步解读。

天牛幼虫隐蔽、分散危害，常规防治措施难以取得理想的效果。利用信息素监测和防治天牛种群，具有专一性强、无污染、不易产生抗性等优点，符合天牛习性和有害生物综合治理发展方向。研究天牛信息素及其感受机制，可以揭示天牛种间和种内信息联系的机制，为技术开发奠定基础。近 20 年来，天牛信息素的研究进展较快，但总体而言，天牛信息素研究还不很多，已鉴定性信息素组分的天牛有 13 种，寄主信息素和其他类型信息素的研究也刚起步。这可能与天牛幼虫具隐蔽活动习性，研究基础较为

薄弱有关。随着实验技术改进和基础研究的加强，天牛信息素的研究将达到新的水平。

参 考 文 献 (References)

Akutsu K, Kuboki M, 1983. Analysis of mating behavior of the udo longicorn beetle, *Acalolepta luxuriosa* Bates (Coleoptera: Cerambycidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 27: 247 – 251.

Allison JD, Borden JH, Mcintosh RL, de-Groot P, Gries R, 2001. Kairomonal response by four *Monochamus* species (Coleoptera: Cerambycidae) to bark beetle pheromones. *J. Chem. Ecol.*, 27(4): 633 – 646.

Allison JD, Borden JH, Seybold SJ, 2004. A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*, 14: 123 – 150.

Allison JD, Morewood WD, Borden JH, Hein KE, Wilson IM, 2003. Differential bio-activity of *Ips* and *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae) pheromone components for *Monochamus clamator* and *M. scutellatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Chem. Ecol.*, 32(1): 23 – 30.

Anbutsu H, Togashi K, 2001. Oviposition deterrent by female reproductive gland secretion in Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*. *J. Chem. Ecol.*, 27(6): 1 151 – 1 161.

Anbutsu H, Togashi K, 1997. Oviposition behavior and response to the oviposition scars occupied by eggs in *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 32(4): 541 – 549.

Barata EN, Mustaparta H, Pickett JA, Wadhams LJ, Araujo J, 2002. Encoding of host and non-host plant odours by receptor neurones in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Comp. Physiol. A*, 188: 121 – 133.

Barata EN, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, Mustaparta H, 2000. Identification of host semiochemicals of eucalyptus woodborer *Phoracantha semipunctata* by gas chromatography-electroantennography. *J. Chem. Ecol.*, 26(8): 1 877 – 1 895.

Boyer FD, Malosse C, Zagatti P, Einhorn J, 1997. Identification and synthesis of vesperal, the female sex pheromone of the longhorn beetle *Vesperus xatarti*. *Bull. Soc. Chim. Fr.*, 134: 757 – 764.

Cheng JQ, Tang W, 1990. Study on the mating behavior and the sex pheromone of long-horned beetle, *Oberea fuscipennis* var. *rufotestasea* Pic (Coleoplera: Cerambycidae). *J. South West Agric. Univ.*, 12(2): 110 – 113. [**程惊秋，汤卫**，1990. **构筒天牛交配行为生物学和性信息素研究**. **西南农业大学学报**，12(2): 110 – 113]

Doppelreiter H, 1979. Evidence for a female sex pheromone in the house longhorn beetle *Hylotrupes bajulus*. *Z. Angew. Entomol.*, 88(1): 56 – 59.

Fauziah BA, Hidaka T, Tabata K, 1987. The reproductive behavior of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 22: 272 – 285.

Fettkother R, Dettner K, Schroder F, Meyer H, Francke W, Noldt U, 1995. The male pheromone of the old house borer *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae): Identification and response. *Experientia*, 51: 270 – 277.

Fettkother R, Reddy GVP, Noldt U, Dettner K, 2000. Effect of host and larval frass volatiles on behavioral response of the old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae), in a wind tunnel bioassay. *Chemoecology*, 10: 1 – 10.

Fukaya M, 2003. Review recent advances in sex pheromone studies on the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca*. Available online at http://www.jircas.affrc.go.jp.

Fukaya M, Akino T, Yasuda T, Tatsuki S, Wakamura S, 1999. Mating sequence and evidence for synergistic component in female contact sex pheromone of the white spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Thomton) (Coleoptera: Cerambycidae). *Entomol. Sci.*, 2: 183 – 187.

Fukaya M, Honda H, 1995. Reproductive biology of the yellow-spotted longicorn beetle *Psacothea hilaris* (Pascoe) (Coleoptera: Cerambycidae). Ⅱ. Evidence for two female pheromone components with different functions. *Appl. Entomol. Zool.*, 30: 467 – 470.

Fukaya M, Yasuda T, Wakamura S, Honda H, 1996. Reproductive biology of the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacothea hilaris* (Pascoe) (Coleoptera: Cerambycidae) Ⅲ. Identification of contact sex pheromone on female body surface. *J. Chem. Ecol.*, 22: 259 – 270.

Ginzel MD, Hanks LM, 2003. Contact pheromones as mate recognition cues of four species of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Insect Behav.*, 16(2): 181 – 187.

Ginzel MD, Blomquist GJ, Millar JG, LM Hanks, 2003a. Role of contact pheromones in mate recognition in *Xylotrechus colonus*. *J. Chem. Ecol.*, 29(3): 533 – 545.

Ginzel MD, Millar JG, Hanks LM, 2003b. (Z)-9-Pentacosene-contact sex pheromone of the locust borer, *Megacyllene robiniae*. *Chemoecology*, 13: 135 – 141.

Hanks LM, 1999. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annu. Rev. Entomol.*, 44: 483 – 505.

Heintz A, 1925. Lepturinernas blombesök och sekundära könskaraktärer. *Entomol. Tidskr.*, 46: 21 – 34.

Higgs MD, Evans DA, 1978. Chemical mediators in the oviposition behaviour of the house longhorn beetle *Hylotrupes bajulus*. *Experientia*, 34: 46 – 47.

Huang JS, He XY, Ye JX, Huang YQ, Gao ML, 2001. Studies on the control of *Anoplophora chinenesis* (F.) by alluring adult with *Melia azedarach* L. *Scientia Silvae Sinicae*, 37(4): 58 – 65. [**黄金水，何学友，叶剑雄，黄衍庆，高美玲**，2001. **苦楝引诱防治星天牛研究**. **林业科学**，37(4): 58 – 65]

Huang YP, Shen JH, Wang SF, Tang DW, 1998. Research progress in insect sex pheromone variation. *Journal of Central South Forestry University*, 18(4): 88 – 95. [**黄勇平，沈君浑，王淑芬，唐大武**，1998. **昆虫性信息素变异研究的进展**. **中南林学院学报**，18(4): 88 – 95]

Huber DPW, Gries R, Borden JH, Pierce HD, 1999. Two pheromones of coniferophagous bark beetles found in the bark of nonhost angiosperms. *J. Chem. Ecol.*, 25: 805 – 816.

Ikeda T, Ohya E, Makihara H, Nakashima T, Saito T, Tate T, Kojima K, 1993. Olfactory responses of *Anaglyptus subfasciatus* Pic and *Demonax*

transilis Bates (Coleoptera：Cerambycidae) to flower scents. *J. Jpn. For. Soc.*, 75(2)：108–112.

Ishida Y, Ching VP, Haverty MI, Leal WS, 2002. Odorant-binding proteins from a primitive termite. *J. Chem. Ecol.*, 28(9)：1 887–1 893.

Iwabuchi K, Takahashi J, Sakai T, 1987. Occurrence of 2,3-octanediol and 2-hydroxy-3-octanone, possible male sex pheromone in *Xylotrechus chinensis* Chevrolat (Coleoptera：Cerambycidae). *Appl. Ent. Zool.*, 22：110–111.

Jayarama MGV, D'Souza MV, Naidu R, Hall DR, Cork A, 1997. Sex pheromone of coffee white stem borer for monitoring and control is on the anvil. *Bulletin of the India Coffee Board*, 62：15–16.

Ji BZ, Wei Y, Huang ZY, 2002. Present situations and prospects of researches on adult's behavior of longicorn beetles. *Journal of Nanjing Forestry University* (*Natural Sciences Edition*), 26(2)：79–83. [嵇保中，魏勇，黄振裕，2002. 天牛成虫研究的现状与展望. 南京林业大学学报(自然科学版)，26(2)：79–83]

Katsoyannos BI, Boller EF, 1976. First field application of oviposition-deterring marking pheromone of European cherry fruit fly, *Environ. Entomol.*, 5：151–152.

Katsoyannos BI, Boller EF, 1980. Second field application of oviposition-deterring pheromone of the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera：Tephritidae). *Z. Angew. Entomol.*, 89：278–281.

Kim GH, Takabayashi J, Takahashi S, Tabata K, 1992. Function of pheromones in mating behavior of the Japanese pine sawyer beetle, *Monochamus alternatus* Hope. *Appl. Entomol. Zool.*, 27：489–497.

Kim GH, Takabayashi J, Takahashi S, Tabata K, 1993. Function of contact pheromone in the mating behaviour of the cryptomeria bark borer, *Semanotus japonicus* Lacordaire (Coleoptera：Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 28：525–535.

Kobayashi F, Yamane A, Ikeda T, 1984. The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease. *Ann. Rev. Entomol.*, 29：115–135.

Lacey ES, Ginzel MD, Millar JG, Hanks LM, 2004. Male-produced aggregation pheromone of the cerambycid beetle *Neoclytus acuminatus acuminatus*. *J. Chem. Ecol.*, 30：1 493–1 506.

Landolt PJ, Heath RR, 1990. Sexual role reversal in mate-finding strategies of the cabbage looper moth. *Science*, 249：1 026–1 028.

Leal WS, Bento JMS, Vilela EF, 1994. Female sex pheromone of the longhorn beetle *Migdolus fryanus* Westwood：N-(2s)-methylbutanoy1-2-methylbuty1-amine. *Experientia*, 50：853–856.

Leal WS, Shi X, Nakamuta K, 1995. Structure, stereochemistry, and thermal isomerization of the male sex pheromone of the longhorn beetle *Anaglyptus subfasciatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 92(4)：1 038–1 042.

Li DJ, Masahiko T, Tadacazu N, 1999. Mechanism of mating action of *Anoplophora glabripennis* (Motsch.). *Journal of Beijing Forestry University*, 21(4)：33–36. [李德家，所雅彦，中岛忠一，1999. 光肩星天牛成虫交配行为机制研究. 北京林业大学学报，21(4)：33–36]

Linsley EG, 1959. Ecology of Cerambycidae. *Annu. Rev. Entomol.*, 4：99–138.

Cheng JA, Tang ZH, 2001. Insect Molecular Science. Beijing：Science Press. 146–149. [程家安，唐振华，2001. 昆虫与植物相互关系的分子基础. 北京 科学出版社. 146–149]

Morewood WD, Simmonds KE, Gries R, Allison JD, Borden JH, 2003. Disruption by conophthorin of the kairomonal response of sawyer beetles to bark beetle pheromones. *J. Chem. Ecol.*, 29(9)：2 115–2 129.

Nakamuta K, Leal WS, Nakashima T, Tokoro M, Ono M, Nakanishi M, 1997. Increase of trap catches by a combination of male sex pheromones and floral attractant in longhorn beetle, *Anaglyptus subfasciatus*. *J. Chem Ecol.*, 23：1 635–1 640.

Nakamuta K, Sato H, Nakashima T, 1994. Behavioral and morphological evidence for a male-produced sex pheromone in the Cryptomeria twig borer, *Anaglyptus subfasciatus* Pic (Coleoptera：Cerambycidae). *Jpn. J. Entomol.*, 62：371–376.

Noldt U, Fettkother R, Dettner K, 1995. Structure of the sex pheromone-producing prothoracic glands of the male old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L) (Coleoptera：Cerambycidae). *Intern. J. Insect Morphol. Embryol.*, 24：23–234.

Park SK, Shanbhag SR, Wang Q, Hasan G, Steinbrecht RA, Pikielny CW, 2000. Expression patterns of two putative odorant-binding proteins in the olfactory organs of *Drosophila melanogaster* have different implications for their functions. *Cell Tissue Res.*, 300：181–192.

Phillips TW, Wilkening AJ, Atkinson TH, Nation JL, Wilkinson RC, Foltz JL, 1988. Synergism of turpentine and ethanol as attractants for certain pine-infesting beetles (Coleoptera). *Environ. Entomol.*, 17(3)：456–462.

Richard GV, 2002. Odorant binding protein homologues of the malaria mosquito *Anopheles gambiae*：Possible orthologues of the Os-E and Os-F obps *Drosophila melanogaster*. *J. Chem. Ecol.*, 28(11)：2 371–2 376.

Sakai M, Yamasaki T, 1990. (+)-juniperol and (+)-pimaral：attractants for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* Hope. *J. Chem. Ecol.*, 16：3 387–3 392.

Sakai M, Yamasaki T, 1991. (+)-cis-3-pinen-2-ol：attractant for male cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* Hope. *J. Chem. Ecol.*, 17：757–765.

Sakai T, Nakagawa Y, Takahashi J, Iwabuchi K, Ishii K, 1984. Isolation and identification of the male sex pheromone of the grape borer *Xylotrechus pyrrhoderus* Bates (Coleoptera：Cerambycidae). *Chemistry Letters*, 261：263–264.

Schroeder F, Fettkoether R, Noldt U, Dettner K, König WA, Francke W, 1994. Synthesis of (3R)-3-hydroxy-2-hexanone, (2R, 3R)-2, 3-hexanediol and (2S,3R)-2,3-hexanediol, the male sex pheromone of *Hylotrupes bajulus* and *Pyrrhidium sanguineum* (Cerambycidae). *Liebigs Ann. Chem.*, 1 211–1 218.

Suckling DM, Gibb AR, Daly JM, Chen X, Brockerhoff EG, 2001. Behavioral and electrophysiological responses of *Arhopalus tristis* to burnt pine and other stimuli. *J. Chem. Ecol.*, 27(6)：1 091–1 104.

Vogt RG, Riddiford LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293：161–163.

Wang Q, 1998. Evidence for a contact female sex pheromone on *Anoplophora chinensis* (Forster) (Coleoptera：Cerambycidae：Lamiinae). *Coleopt. Bull.*, 52：363–368.

Wang Q, Chen L, Zeng W, 1991. Sex recognition by males and evidence for

a female sex pheromone in *Paraglenea fortunei* (Coleoptera: Cerambycidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 84: 107 – 110.

Wang Q, Zeng WY, Chen LY, Li JS, Yin XM, 2002. Circadian reproductive rhythms, pair-bonding, and evidence for sex-specific pheromones in *Nadezhdiella cantori* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Insect Behav.*, 15: 527 – 539.

Wei SY, 1991. Study on the mating behavior and the female recognition pheromone of china-fir borer. *Acta Phytophylacica Sinica*, 18(2): 167 – 172. [温硕洋, 1991. 粗鞘双条杉天牛交配行为生物学及雌性识别信息素研究. 植物保护学报, 18(2): 167 – 172]

Wibe A, Karin A, Karlson B, Norin T, Mustaparta H, 1997. Identification of plant volatiles activating single receptor neurons in the pine weevil (*Hylobius abietis*). *J. Comp. Physiol. A*, 180: 585 – 595.

Yamasaki T, Sato M, Sakoguchi H, 1997. (–)-germacrene D: Masking substance of attractants for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* (Hope). *Appl. Entomol. Zool.*, 32(3): 423 – 429.

Zhang AJ, James E, Oliver K, Zhao B, Xia L, Xu Z, 2003. Evidence for contact sex recognition pheromone of the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Naturwissenschaften*, 90: 410 – 413.

Zhang AJ, James O, Jeffrey A, Wang B, Mastro VC, 2002. Stimulatory beetle volatiles for the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis*. *Z. Natureforsch.*, 57: 553 – 558.

Zhang HB, Zhao YX, Jiang QN, 1999. The trap test of *Xylotrechus quadripes* and its significance of biological control. *Journal of Yunnan Tropical Crops Science & Technology*, 22(1): 12 – 13. [张洪波, 赵云翔, 蒋青年, 1999. 咖啡灭字脊虎天牛捕捉器试验及其生物防治意义. 云南热作科技, 22(1): 12 – 13]

Zhang Y, Wei CX, 1998. The relation between environmental signals receptor and behavior responses of parastic wasps. *Entomological Knowledge*, 35(3): 176 – 178. [张瑛, 魏传秀, 1998. 寄生蜂对外界信号的感受及其与行为反应的关系. 昆虫知识, 35(3): 176 – 178]

(责任编辑: 袁德成)